©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Physiologische Versuche über Anthokyan

Von

Hans Molisch † und **Ernst Rouschal**

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

(Vorgelegt in der Sitzung am 26. Oktober 1939)

Im folgenden wird der Öffentlichkeit eine Arbeit übergeben, die im letzten Lebensjahre Hofrat Molisch's gemeinsam ausgeführt wurde. Wenngleich die Untersuchungen durch den jähen Tod des 81jährigen Forschers nicht zum Abschluß gelangten, mögen sie doch in unverändertem Ausmaße als dessen einzige posthume Schrift hinausgehen und von seinem unermüdlichen Forschungsdrange Zeugnis ablegen. Aus Molisch's Feder selbst stammen zum größeren Teil der historische Überblick, die Skizzierung der Probleme sowie das Schlußkapitel. E. Rouschal.

I. Einleitung.

Wie aus der Literatur hervorgeht, haben die bisherigen zahlreichen Untersuchungen über das Anthokyan u. a. besonders zwei Tatsachen behandelt: 1. die Bedeutung des Zuckers für die Bildung des Farbstoffes und 2. die Förderung des Auftretens dieses Farbstoffes durch niedere Temperaturen. Zahlreiche Feststellungen sind darüber bekanntgeworden, doch war vielfach die Versuchsbasis zu wenig breit und auch eine befriedigende Erklärung, warum Zucker oder niedere Temperaturen die Anthokyanbildung in so hohem Grade beeinflussen, sind bisher kaum gegeben worden. Eine Deutung dafür soll nun im folgenden auf Grund von Versuchen und Erwägungen angestrebt werden.

Bei seinen bedeutungsvollen Versuchen über das Auftreten von rotem Zellsaft gelangte Overton (1899) zu Ergebnissen, die er in die Worte zusammenfaßt „... daß bei einer größeren Anzahl von Pflanzenarten, welche zu den verschiedensten Familien der Monokotyledonen und Dikotyledonen gehören, das Auftreten von rotem Zellsaft in einer engen Beziehung zum Zuckerreichtum des Zellsaftes steht". Ebenso geht aus denselben hervor, daß die Temperatur, unabhängig von der Jahreszeit und dem besonderen Entwicklungsstadium der Pflanze, von großem Einfluß auf das Rotwerden ist, und zwar in der Weise, daß niedrige Temperaturen das Eintreten der Rotfärbung begünstigen. Dies gilt keineswegs bloß für Temperaturen um Null, sondern auch für mittlere Temperaturen. Es läßt sich also der Satz aufstellen, daß vielfach bei sonst gleichen äußeren Bedingungen eine Rotfärbung um so seltener und vor allem um so weniger intensiv

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

auftritt, je höher die Temperatur ist; wenigstens gilt dies für Temperaturen gegen 30° C.

Daß der Zucker bei der Rotfärbung beteiligt ist, geht schlagend aus Versuchen Overtons mit *Hydrocharis morsus ranae*, *Utricularia*-Arten, *Lilium Martagon* u. a. hervor, denen verschiedene Zuckerarten zur Aufnahme geboten wurden.

Bekanntlich hat bereits H. v. Mohl (1837), dem wir Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter verdanken, die Meinung ausgesprochen, daß die winterliche Rotfärbung mancher Pflanzen als eine direkte Wirkung der niederen Temperatur aufzufassen sei, wobei die Rotfärbung noch durch intensives Licht gefördert wird. Experimente darüber machte v. Mohl nicht.

Abgesehen von den Beobachtungen Overtons sind noch andere Fälle bekannt, wo die Anthokyanbildung infolge von hoher Temperatur gehemmt oder ganz verhindert wird. So haben schon Mioshi (1900), Hildebrand (1904) und Katič (1905) eine Reihe interessanter Tatsachen zutage gefördert. Molisch (1905) hat darauf hingewiesen, daß der Treibflieder bei hoher Temperatur (30—33°) nicht lila, sondern weiß blüht und dasselbe hat Klebs (1906) an den Blüten von *Primula sinensis* festgestellt.

Nach Beobachtungen Fittings (1912) ändern die Blüten von *Erodium gruinum* und *E. circonium* ihre Farbe bei Erwärmung in sehr auffallender Weise. Bei niederen Temperaturen bis etwa 20° sind sie blau, bei höheren weinrot und rosa und bei sehr hohen fast farblos.

Portheim (1915) fand, daß junge Pflanzen bei niedriger Temperatur mehr Anthokyan bilden und vorhandenes bei hoher Temperatur sogar verschwindet.

Aus einer Arbeit von Kosaka (1932) geht hervor, daß weißliche Blüten von *Chrysanthemum sinense* var. *hortense* unter gewissen Bedingungen rötlich-violetten Farbstoff in den Kronblättern ausbilden. Verfasser stellte fest, daß Sonnenlicht, Temperatur und Wassermangel darauf Einfluß haben. So bildeten die Blüten im Lichte bei Temperaturen von 7 bis 15° viel Anthokyan aus, dagegen keines bei 25—30°.

Von neueren Untersuchungen sind insbesondere diejenigen von Harder und seinen Mitarbeitern hervorzuheben (Harder 1934, 1937, 1938, Schröder 1934, Harder und Döring 1935, Harder und Marheineke 1935, Marheineke 1936, v. Witsch 1936, Störmer und v. Witsch 1937). Sie sind in der Analyse des Temperatur- wie Lichteinflusses auf die Anthokyanbildung wohl am weitesten vorgedrungen. Ihre interessanten Ergebnisse sollen im Abschnitt II/4 Erwähnung finden.

Abschließend seien noch einige Beobachtungen O. Richters (1907) erwähnt, die offenbar mit unseren Fragen zusammenhängen. Richter hat bei seinen Versuchen über Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft wiederholt beobachtet, daß Dunkelkeim-

linge von Bohnen und Wicken in der verunreinigten Luft des Laboratoriums oder in einer Leuchtgasatmosphäre bedeutend blasser aussehen, weil sie entweder kein oder nur wenig Anthokyan bilden. Außerdem konnte er zeigen (1905, 1907), daß Narkotika der verschiedensten Art die Anthokyanbildung unterdrücken. In Übereinstimmung mit Overton, Molisch usw. fand er auch verminderte Farbstoffbildung bei hoher Temperatur. Daß zwischen der Temperatur und der Atmung eine innige Beziehung besteht, ist bekannt; ebenso, daß kleine Mengen von Giften (Narkotika) eine Steigerung der Atmung hervorrufen. Der raschere Zuckerverbrauch dabei wirkt sich vielleicht auf die Farbstoffbildung aus.

II. Über den Einfluß der Temperatur auf die Anthokyanbildung.

Obwohl, wie aus der historischen Übersicht hervorgeht, für verschiedene Fälle ein Zusammenhang zwischen Temperatur und Anthokyanbildung festgestellt ist, schien es doch wünschenswert, dem bereits Bekannten weitere Beispiele zuzufügen. Der Begriff Anthokyan stellt doch einen Sammelbegriff dar, es ist daher möglich, daß sich die verschiedenen Arten auch bezüglich ihrer Temperaturabhängigkeit usw. verschieden verhalten. Es folgen nun die Versuche, die vom Herbst 1936 bis Herbst 1937 am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien ausgeführt wurden.

1. Versuche mit Keimlingen.

Keimlinge eignen sich deshalb für unsere Versuche vorzüglich, weil einerseits mit großen Mengen gleichzeitig gearbeitet werden kann und dadurch Zufallsergebnisse ausscheiden, anderseits die Versuchsanordnung eine recht einfache ist: Gequollene Samen werden in feuchten Kammern auf Filterpapier ausgelegt und zur Hälfte Temperaturen von 10°, 15° oder 20° C., zur anderen Hälfte solchen von 30° und mehr ausgesetzt. Die Versuchspflanzen wurden im Tageslicht aufgezogen, indem nur die Glastüren der Thermostaten, welche ganz an das Fenster herangerückt waren, verschlossen blieben. Längerwährende Versuche wurden als Topf- oder Wasserkulturen aufgestellt.

Raphanus sativus, rote Radieschen.

Beobachtungen nach fünftägiger Kultur ergaben, daß die Keimlinge bei 10° und 15° am Hypokotyl und an den Blättern tief rotviolett gefärbt waren, während bei 36° die Keimlinge zunächst blaßgelb (im Samen sind sie farblos), später rein grün waren. Wurde der Versuch so variiert, daß Pflänzchen, die bei 10° auskeimten und dunkelviolett waren, nachträglich in Temperaturen über 30° gebracht wurden, so entwickelten sie rasch

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

anthokyanfreie Blätter und Sprosse und auch die Rotfärbung im älteren Stengel verblaßte stark. Ließ man hohe Temperaturen anstatt dauernd nur intermittierend einwirken, z. B. im Zwölfstundenrhythmus, so machte sich auch dies in einer weniger starken Anthokyanentwicklung geltend.

Brassica oleracea, var. *rubra* (Rotkraut).

Drei Tage alte Keimlinge sind sowohl bei Zimmertemperatur wie in 33° rotviolett. Aber im Laufe der folgenden Tage wird an den neuentwickelten Sprossen und Blättern der warmgehaltenen Pflanzen gegen die der Kontrollen bedeutend weniger Anthokyan gebildet. Mehrfach wiederholte Versuche führten immer wieder zum selben Resultat: zuerst auch in der Wärme deutliche Rötung, bald aber stark verminderte Anthokyanentwicklung; die Farbe der Kontrollpflänzchen steigert sich dagegen in derselben Zeit abermals zu einem Schwarzviolett. Dieselbe Erscheinung, daß in den ersten Entwicklungsstadien auch in der Wärme Anthokyan entsteht, später aber nicht mehr, fand sich bei den nachfolgenden 2 Beispielen.

Phaseolus vulgaris. Wasserkultur.

Sobald die ersten Blätter ergrünen, zeigt sich eine dunkelrotbraune Färbung der Nervenpartien, die auch weiterhin an den nächstgebildeten Blättern festzustellen ist. Dies gilt sowohl für den normaltemperierten wie hochtemperierten Versuch. Erst nach 12 Tagen ist die Anthokyanentwicklung in neuentwickelten Blättern in der Wärme viel schwächer als bei Zimmertemperatur und unterbleibt schließlich ganz. Es konnte ziemlich sicher festgestellt werden, daß das Nachlassen und schließliche Ausbleiben der Anthokyanfärbung mehr minder parallel mit dem Aufbrauchen der Reserven in den Kotyledonen geht. Auch für Rotkraut u. a. dürfte wohl dasselbe gelten.

Fagopyrum esculentum.[1] Keimlinge auf feuchtem Filterpapier, dann in Wasserkultur gezogen.

Der Embryo ist im Samen anthokyanfrei. Die hervorsprießenden Sprosse und Blätter bilden in den ersten Tagen auch bei 36° etwas Anthokyan. Der Sproß in 15° ist aber viel intensiver rot, selbst die Wurzeln sind bis zur Wurzelhaarzone herab stark gefärbt. Auch bei Weiterkultur in Nährlösungen ändert sich das Ergebnis nicht, es weisen die Blätter der warmbehandelten Pflanzen nur einen schwachen roten Saum auf, die der Kontrollen sind unterseits tief rot; das Hypokotyl der ersteren läßt nun auch

[1] Eine ausführliche Untersuchung über das Anthokyan und dessen Bildung bei Fagopyrum gab kürzlich Karstens (1939).

im Mikroskop keine Rötung des Zellsaftes erkennen, die Kontrollpflanzen sind dagegen am Hypokotyl wie an den Wurzeln intensiv rot.

Zea mays, Sorte „schwarzer Tafelmais".

Nur ein Teil der Keimlinge besitzt das Vermögen, bei Zimmertemperatur Anthokyan in Wurzeln und Koleoptyle zu entwickeln. Der Versuch wurde daher so angestellt, daß das Austreiben im Kalthaus erfolgte und die sich rötenden Keimlinge sofort ausgelesen wurden. Die eine Hälfte derselben wurde in der Kälte belassen, die andere in den Thermostaten mit 35—36° gebracht. Es zeigte sich zunächst, daß Zea einmal gebildetes Anthokyan nicht oder nur schwer rückbildet. Die neuentstehenden Wurzeln haben im Warmversuch viel weniger roten Farbstoff als bei 20°, ja bei einer Anzahl weiterer Versuche waren die Neuzuwachse bei 33° überhaupt farblos, während die Kontrollen dunkelrote Wurzeln erzeugten.

Avena sativa. Topfkultur. Versuchstemperatur: 10, 20, 32°

Die Primärblättchen in 32° und 20° brechen rein grün hervor, bei 10° sind sie zunächst tiefrot; erst im Laufe mehrerer Tage verblaßt auch das Rot dieser etwas.

Aster (Sommeraster, Gartenhybride). Topfkultur.

Die zahlreichen Pflänzchen wiesen durchgehend im Kalthaus rote, bei 32° dagegen rein grüne Hypokotyle auf.

Lactuca sativa, Wintersalatsorte „Forellen". Topfkultur.

Diese Salatsorte zeichnet sich durch dunkelrote Flecken auf den Blättern aus. Schon bei gleichmäßiger Temperatur von 24 und 20° war aber an den jungen Pflanzen keine Rotfleckung wahrnehmbar. Sie wurden daher in den 10° Thermostaten eingestellt. Nun mußte sich entscheiden, ob nur eine zu geringe Lichtintensität oder doch eine zu hohe Temperatur an dem Ausbleiben der Rötung Schuld trug. Nach 10 Tagen Aufenthalt in 10° waren an den älteren Blättern einige schwach braunrote Flecke sichtbar und die jungen, erst in der Kälte entstandenen Blättchen waren typisch rotgescheckt. Somit steht fest, daß schon Temperaturen von 20 bis 24° die Rötung dieses Salates zu unterbinden vermögen. —

Anschließend seien drei Beispiele angeführt, die in scharfem Gegensatz zu den bisherigen Beispielen stehen. Ihnen ist eigen, auch bei Temperaturen über 30° genau so wie bei Zimmertemperatur Anthokyan zu bilden. Es sind dies: *Beta vulgaris*, var. *rubra*, *Amaranthus melancholicus* var. *rubra* und *A. canditus*, var. *rubra*. Der Embryo dieser Pflanzen ist im Samen weiß, also anthokyanfrei. Sobald er auskeimt, vermag er stets Anthokyan zu

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bilden, sowohl bei niederen wie hohen Temperaturen, im Lichte wie in Dunkelheit. Das „Rübenrot" (vgl. Weigert 1894/95, Molisch 1923) steht auch in dieser Weise in deutlichem Gegensatz zu anderen Anthokyanen.

2. Versuche mit Stecklingen und erwachsenen Pflanzen.

An die Spitze dieser Versuche seien diejenigen mit *Iresine* sp. und *Alternantherna* gestellt, weil sich in beiden Fällen eine auffällige Differenz der Rotfärbung bei 15° und 30—37° einstellte, obwohl diese Formen in der Art ihres Anthokyans *Beta* und *Amaranthus* nahestehen dürften.

Iresine sp. Sandstecklinge.

Die Kontrolle, bei 15° gezogen, entwickelt stets dunkelrote Blätter; die Pflanzen bei 37° haben ihre Blätter zwar an der Unterseite schwach gerötet, nicht oder kaum deren Oberseite.

Alternantherna sp. Topfpflanze.

Kontrolle grün und rot gestreift. Neugebildete Blättchen sind in der Wärme (30°) an der Oberseite bis auf die Hauptnerven rein grün, diese und die Blattunterseite sind schwach rot.

Zebrina pendula. Grün-rot-weiße Form. Wasserstecklinge.

Die roten Streifen, wie sie bei Zimmertemperatur vorkommen, werden in 33—36° auch zu weißen Streifen, so daß nunmehr die Blätter nur grün-weiß gestreift sind.

Eupatorium adenophorum. Wasserstecklinge.

Im Kalthaus sind die Stengel dunkelrot (die Blätter grün). Besonders kräftig sind die Knoten gefärbt. Die neugetriebenen Sprosse in 34—36° produzieren selbst in den Knoten kein Anthokyan. Erst 1½ Monate später konnte bei Fortführung der Versuche in 30° an völlig ausgereiften Zuwachsen eine leichte Rötung, vor allem wieder an den Knoten, festgestellt werden. Sie war aber weitaus geringer als bei den Kontrollpflanzen im Kalthaus.

Canna indica und *Dahlia variabilis*, beides rotblättrige Formen.

In Töpfen aus Knollen gezogen. In beiden Fällen ergaben sich zwar Unterschiede der Farbintensität zwischen Pflanzen in 20° und 32°, doch brachten immer auch die warmgehaltenen Pflanzen Anthokyan hervor, vielleicht infolge der großen Reserven an Kohlehydraten, die die Speicherorgane enthielten. Eindeutiger wären die Versuche mit knollenlosen Stecklingen gewesen.

Ajuga reptans, in Töpfen.

Die schwarzrote Farbe der Blätter, die im Freien vom Herbst bis zum Frühjahr beobachtet werden kann, ist bei diesem Pflänz-

chen besonders auffällig. Versuche bei 10°, 15° und 20° ergaben niemals Anthokyanbildung, was besagt, daß unbedingt Temperaturen unter 10° — wenigstens intermittierend — eintreten müssen, daß es zu einer Rotfärbung kommt. Gerade im Gegensatz hierzu stehen die in den Tropen beheimateten Pflanzen

Centradenia sp. und *Fittonia Verschaffelti.*

Sie vermögen auch bei 37° Anthokyan in solchen Mengen zu bilden, daß kein Farbunterschied gegen die kühlergestellten Pflanzen erkennbar ist.

3. Versuche mit roten Wurzelspitzen.

Molisch (1928) fand bei einer Anzahl Pflanzen der Familien der *Saxifragaceae*, *Crassulaceae*, *Balsaminaceae* u. a., daß das meristematische Gewebe der Wurzelspitzen leuchtend rot gefärbt ist. Wir prüften auch die Temperaturabhängigkeit dieses streng lokalisierten Vorkommens des Anthokyans. Ausgegangen wurde von Blatt- und Sproßstecklingen, die erst in dem Moment in den Wärmethermostaten eingestellt wurden, wenn die ersten Wurzeln sichtbar wurden. Auf diese Weise wurde verhindert, daß die sukkulenten Blätter und Sprosse schon der Fäulnis erlagen, ehe sie sich anschickten, Wurzeln zu treiben.

Impatiens Sultani, Sproßstecklinge in Wasser.

Sie stellten ein ausgezeichnetes Beispiel für unsere Untersuchungen dar. Denn Temperaturen von 35 bis 36° bewirkten, daß die sonst kräftig gefärbten Wurzelspitzen (die Färbung ist selbst mit freiem Auge erkenntlich) vollständig blaß und anthokyanfrei blieben. Nebenbei konnte eine bedeutende Steigerung der an sich auch bei Zimmertemperaturen reichen Ca-Oxalat-Ablagerungen in den jungen Wurzeln festgestellt werden.

Sedum sp. Blattstecklinge.

Sedum bildet zwar in 37° am Blattsteckling selbst ziemlich viel Anthokyan, spärlich dagegen in den Spitzen der neuen Wurzeln. Der Unterschied gegen die Kontrolle ist eindeutig.

Echeveria sp. Sproßstecklinge.

In 33° sind die Wurzelspitzen teils schwach, teils gar nicht gerötet, die Kontrollen haben die ganze Spitze gerötet. Der Unterschied ist mindest ein gradueller. Versuche mit *Sempervivum*, *Sedum Sieboldi*, *Tolmiea*, *Saxifraga sarmentosa* u. a. führten leider nicht zum gewünschten Erfolge, da die Wurzelbildung bei Temperaturen um 30° nahezu ganz sistiert war und dadurch höchstens kümmerliche Würzelchen für die Beobachtung zur Verfügung standen.

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

4. Versuche mit Blüten.

Experimente über die Anthokyanbildung der Blüten bei verschiedenen Temperaturen sind in der Regel etwas schwieriger, weil in vielen Fällen die Lebensgrenze und die obere Grenze der Anthokyanbildung näher zusammenfallen. Erzielt man somit durch höhere Temperaturen Anthokyanschwund, so erwirkt man damit auch vielfach gleichzeitig eine Hemmung des Korollenwachstums. Es scheint, daß die Färbung der Blütenblätter meistens viel stärker erblich fixiert ist als die der übrigen Organe, und dadurch von Außenfaktoren weniger beeinflußt werden kann. Trotzdem gelingt es, unter verhältnismäßig größerem Versuchsmaterial ein und die andere Pflanze zu finden, die überzeugend eine Hemmung der Anthokyanbildung durch höhere Temperaturen demonstriert. Diese Beispiele sind natürlich noch weit auffälliger als Versuche mit Blättern und anderen vegetativen Organen.

Wie wir schon eingangs erwähnten, haben Harder und seine Mitarbeiter an anthokyanfarbigen Blüten auffällige Ergebnisse erzielt. Sie gehen meistenteils bei ihren Untersuchungen von buntscheckigen Blüten aus, wie z. B. von Petuniahybriden, *Viola tricolor*-Arten, *Mimulus*, *Calliopsis* und *Calceolaria*. *Petunia*, *Viola*, *Calliopsis* und auch eine einfarbige Dahlienart bildeten im Gegensatz zu den anderen Beispielen um so größere anthokyanhaltige Areale, ja sogar vollständig ausgefärbte Korollen, je höher in einem bestimmten Knospenstadium die Temperatur (bis rund 30° C.) lag bei gleichzeitig geringer Lichtintensität; die Dauer der Einwirkung dieser Faktoren und das Alter der Pflanze spielen dabei eine wesentliche Rolle. Die Intensität der Farbe nimmt in gewohnter Weise mit zunehmender Temperatur und vermindertem Licht etwas ab. Die Determination der Scheckung durch Temperatur und Licht erfolgt oft in einem sehr frühen Knospenstadium. Die Länge der „sensiblen Phase" beträgt bei hoher Temperatur meist nur 2—3 Tage, sonst auch 10 und mehr Tage. Zu diesem Zeitpunkt findet sich weder Anthokyan selbst noch dessen Vorstufen in den Korollen vor (v. Witsch 1936, Störmer und v. Witsch 1937). Die Anthokyanvorstufen entstehen wenige Tage nach Ablauf der sensiblen Phase, das Anthokyan dagegen meist erst knapp vor dem Erblühen, ja manchmal sogar erst nachträglich (*Hibiscus mutabilis*, *Viola tricolor*-Arten). Wie v. Witsch zeigen konnte, ist sowohl die Musterung wie die Umwandlung der Flavonole in Anthokyane an bestimmte, und zwar verschiedene Gene gebunden.

Unsere eigenen Versuche mit Blüten schließen nur die Frage nach der Intensitätsverminderung der Färbung durch hohe Temperaturen ein. Es wurde an zahlreichen Blüten versucht, durch hohe Temperaturen ihre Rot- oder Blaufärbung zum Schwinden zu bringen, was mehrfach einwandfrei gelang und im folgenden geschildert wird.

Allium schoenoprasum, Schnittlauch.

Diese Pflanze gehört nach unseren Erfahrungen zu den geeignetsten für Anthokyanversuche. Denn sie erblüht bei Temperaturen von 30 bis 32° vollkommen weiß, ohne daß die Blüten auch nur im mindesten in ihrem Wachstum durch die Temperatur gehemmt werden. Dazu ist die Versuchsanstellung eine äußerst einfache: ganze Pflanzen in Töpfen oder noch bequemer abgeschnittene, in Wassergläser gestellte Sprosse, die Knospen entwickelt haben, werden in den Thermostaten gebracht. Bald platzt das bereits rotviolettfarbige Hochblatt (Hülle) und die Blüten kommen mehr minder rasch zur Entwicklung. Bei Zimmertemperatur weisen sie die bekannte rotviolette Farbe auf, bei 32° sind sie dagegen schneeweiß. Die Haltbarkeit der Blüten ist eine sehr lange.

Weitere ausgezeichnete Versuchspflanzen sind folgende.

Chrysanthemum sp., kleinblütige, dunkelrote Gartenhybride. Zweige in Wasser.

Wie schon aus den Versuchen Kosakas (1932) hervorgeht, eignen sich Chrysanthemumblüten für Anthokyanuntersuchungen sehr gut. Bei unserer Form, einer landläufigen Hybride, sind schon in jungen Knospenstadien die Korollen dunkelrot. Bringt man diese Knospen bei 33—34° zum Blühen, dann finden sich auf den Außenseiten der Korollen nur punktartige Stellen schwach gerötet, während die übrige Fläche schmutziggelb oder schmutzigrosa aussieht. Nach weiteren 8 Tagen sind auch die Innenseiten der nunmehr völlig aufgeblühten Blüten sichtbar. Sie sind rot, aber weitaus schwächer als die der Kontrollen. Nun kommen auch diejenigen Knospen zur Blüte, welche vorher so klein waren, daß ihre Korollen noch kein Anthokyan besaßen. Diese bleiben auch weiter anthokyanfrei, d. h. die Korollen sind statt rot weißlichgelb (nicht rein weiß) gefärbt, sowohl an Außen- wie Innenseite. Bringt man derartig verblaßte Blüten in die Kälte und stellt sie selbst in Zuckerlösungen, so gelingt es nicht mehr, die Rotfärbung wieder zu erhalten. Es hat den Anschein, daß die hohen Temperaturen sehr tiefgreifende Veränderungen bei diesen Blüten bewirkt haben.

Sommeraster, gleichmäßig dunkelrote Gartenhybride.

Anthokyanfreie Knospen bei Zimmertemperatur am Fenster und über dem Thermostaten (verschiedene Lichtintensitäten), und bei 30° C. im hellen Thermostaten aufgestellt. Ergebnis: Dunkelrot werden nur die Blüten, welche neben normaler Temperatur auch ganz helles Licht (unmittelbar am Fenster) erhalten. Die normaltemperierten Knospen in schwächerem Licht wurden nur hellrosa, nahezu ungefärbt blieben die Blüten im Thermostaten. Hier spielt somit neben der Temperatur besonders auch das Licht eine maßgebende Rolle für die Anthokyanbildung.

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Erica hiemalis, Topfpflanze.

Ihre Blüten sind bei Zimmertemperatur dunkelrosa, im Thermostaten bei 30—35° dagegen rein weiß. Auch diese Art leidet in ihrer Entwicklung durch die hohen Temperaturen nicht, so daß die Blüten völlig zur Entfaltung kommen und zur normalen Größe heranwachsen.

Zinnia sp., Gartenhybride, dunkelrosa. Knospentragende Sprosse in Wasser.

Die abgeschnittenen Sprosse halten sich auch in der Wärme sehr gut, manche treiben sogar Wurzeln.

Die Kontrollen im Kalthaus blühten in ihrer üblichen dunkelrosa Farbe auf, die Blüten in der Wärme (32°) blieben jedoch sehr blaß. Das Vorhandensein einer geringen Anthokyanmenge ist bloß durch einen leichten Rosaschein angedeutet. Die Korollen wachsen allerdings bei *Zinnia* nicht mehr voll aus, sie bleiben in der Länge zirka um die Hälfte zurück gegen jene der Kontrollblüten.

Hyazinthus.

Versuche mit einer rosa und einer roten Form (Nimrod und Gertrud) ergeben in 35°—36° einen graduellen Unterschied gegen die Kontrollen im Warmhaus (20°). Die rosablütige weist gleichmäßig verblaßte Korollen auf; die rotfarbige ist vom Korollenrand her rosa, der Mittelteil um den Hauptnerv bleibt dunkel wie bei der Kontrolle. In beiden Fällen sind die Antheren gleich dunkelrot wie bei Zimmertemperatur. Auffällig ist nebenbei, daß der bekannte starke Duft der Hyazinthen bei der Warmbehandlung fast zur Gänze verlorengeht.

Aus einer Anzahl anderer Versuche sei bloß ein Beispiel herausgehoben, obwohl es lange nicht so augenfällig ist in seiner Anschaulichkeit wie die vorigen, da die Blüten klein sind. Es ist dies

Acer rubra. Knospentragende Zweige wurden bei 15° und 33° in Wasser kultiviert.

Die Blüten im Kalthaus sind tiefrot. In der Wärme hingegen unterbleibt besonders die Anthokyanfärbung des Gynoeciums ganz. —

Zahlreiche weitere Versuche litten, wie schon eingangs dieses Abschnittes erwähnt wurde, daran, daß die Blüten bei den hohen Temperaturen in der Entwicklung stecken blieben. Ein Vergleich mit den normal gewachsenen Kontrollen war daher nur annähernd, manchmal auch gar nicht möglich.

Abschließend sei wieder ein Fall angeführt, wo auch in der Wärme die Farbe nicht eingebüßt wird. Es ist eine rotblütige *Tulipa Gesneriana.* Die Tulpe blüht bei 35° und 37° genau so

dunkelrot wie bei Zimmertemperatur. Sie ist wie *Beta* gleichzeitig ein Typus, der auch unabhängig vom Lichte roten Farbstoff zu bilden vermag.

Betrachten wir zusammenfassend unsere Ergebnisse, so läßt sich sagen, daß einem sehr großen Prozentsatz der geprüften Pflanzen die Eigenheit zukommt, bei hohen Temperaturen wenig oder gar kein Anthokyan zu entwickeln. Suchen wir die Frage zu beantworten, auf welche Art diese Temperaturwirkung zustande kommt, so müssen wir auf einige Tatsachen hinweisen, die den Zuckereinfluß auf die Bildung dieses Farbstoffes betreffen.

Wie eingangs erwähnt, geht aus Untersuchungen Overtons (1899) mit Wasser- und Landpflanzen hervor, daß verschiedene Zucker — insbesondere Traubenzucker —, die den Pflanzen an Schnittflächen geboten werden und mit dem Transpirationsstrom in die Blätter gelangen, dort eine erhebliche Förderung der Anthokyanbildung bewirken. Nach Ergebnissen unserer eigenen vorläufigen Versuche scheint in dieser Hinsicht *Zea mays* (abgeschnittene Blätter, mit der Schnittfläche in 5% Rohrzuckerlösung tauchend) die geeignetste Versuchspflanze. Chemische Analysen haben bekanntlich ergeben, daß Zucker am Aufbau des Anthokyanmolekels beteiligt ist. Es wurde daher vielfach gefolgert, daß jeder Prozeß, jeder äußere oder innere Faktor, der eine Zuckeranhäufung bewirkt, besonders günstig für die Anthokyanbildung sei. Diese Anschauung haben außer Overton noch eine Reihe weiterer Autoren geäußert; wir nennen nur Mirande (1907), Grafe (1909), Combes (1909), Molisch (1930) und Gaßner und Straib (1937). Noack (1922) ist dagegen der Anschauung, daß jeder assimilationshemmende Faktor — so auch die Zuckeranhäufung — die Rötung bedinge. Wir kommen unten darauf nochmals zu sprechen. Daß natürlich auch andere stoffliche Voraussetzungen gegeben sein müssen, versteht sich. Es werden außer Zucker vor allem die Flavonole oder ähnliche Oxydationsstufen und unter anderem auch Fermente und Wirkstoffe, welche die Anthokyanbildung in die Wege leiten, als notwendige Bedingungen angesehen (vgl. Buscalioni und Pollacci 1904, Mirande 1907, Peche 1913, Noack 1918, 1922, Harder 1935, 1938; eine zusammenfassende Darstellung der Ansichten gibt Karstens 1939).

Wie läßt sich nun die Temperaturwirkung mit der Tatsache der Zuckerwirkung in Beziehung bringen? Overton erwägt eine Überführung von Stärke in Zucker durch die niederen Temperaturen, wozu die Untersuchungen von Müller-Thurgau (1882), Fischer (1891) und Lidforss (1896) Veranlassung waren. Danach wäre möglich, daß es durch die Kälte zu einer Anhäufung von Zucker kommt, somit eine Vorbedingung für die Anthokyanbildung erfüllt wäre. Sachs machte auf die Verzögerung der Assimilateableitung bei niederen Temperaturen aufmerksam. Auch dadurch kann es zu einer Stauung und Anhäufung von Kohle-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hydraten kommen. Molisch hält schließlich die Herabsetzung des Kohlehydratverbrauches bei niederer Temperatur infolge verminderter Atmung für ausschlaggebend. Diese Anschauung scheint eine Stütze zu finden in den Befunden Johannsens und Richters über die hemmende Wirkung der Narkotika auf die Anthokyanbildung. Denn kleine Dosen Narkotika können zwar schon die Assimilation sehr stark herabsetzen, vermindern dagegen die Atmung nur wenig oder fördern sie sogar. Es wäre somit leicht denkbar, daß ihre anthokyanhemmende Wirkung auf Zuckerschwund zurückzuführen ist. Anderseits spricht die Feststellung von Marheineke (1936) dagegen, wonach junge Petunienpflanzen, die sehr stark wuchsen, also offenbar einen regen Stoffwechsel aufwiesen, viel dunklere Blüten erzeugten als ältere Pflanzen. Auch ist Noack (1922) im Gegensatz zu den vorgenannten Forschern der Ansicht, daß der gebotene Zucker nicht direkt als Baustein bei der Anthokyanbildung verwendet wird, sondern nur indirekte Wirkung auf diese hat, indem er die Hydrierung des als Ausgangsprodukt für die Anthokyanbildung vorhandenen Flavonols oder einer ähnlichen Oxydationsstufe begünstigt. Das Bestechende an seiner Deutung ist, daß damit eine größere Anzahl von Einflüssen auf die Anthokyanbildung von einem einzigen Gesichtspunkt aus, nämlich der Beziehung zwischen Anthokyanausbildung und CO_2-Assimilation, erklärbar sind. Denn alle assimilationshemmenden Faktoren, wie Zuckerstauung, CO_2-Mangel, Chlorophyllmangel (junge Blätter) oder defekte Chloroplasten (herbstliche Blätter), ferner P- und N-Mangel, Narkose usw., lösen die Anthokyanbildung aus oder steigern sie. Als tiefere Ursache scheint dem Verfasser eine ständige gegenseitige Umwandlung von Flavonol und Anthokyan, die sie — ähnlich wie Atmungschromogene und -pigmente — als vermittelnde Zwischenglieder beim Assimilationsprozeß durchmachen. Bei normaler Assimilation sei das Gleichgewicht zugunsten der Flavonole, bei gehemmter dagegen zugunsten des Anthokyans verschoben.

Aus den angeführten Beispielen ersehen wir, daß wahrscheinlich dem Zucker — gleichgültig, ob wir ihm direkte oder indirekte Wirkung zuschreiben — eine große Rolle bei der Rötung von Pflanzen zukommt. Daneben darf natürlich die direkte Temperaturwirkung auf verschiedene Lebensprozesse, wie z. B. Atmung und Assimilation und vor allem die unmittelbare Einwirkung auf die Erbanlagen nicht unterschätzt oder gar übersehen werden. Die tieferen Ursachen der Anthokyanbildung bei erniedrigter Temperatur sind sicherlich komplexer Natur. Sie bedürfen auch im weiteren noch ausführlicher Untersuchungen.

Schriftenverzeichnis.

Buscalioni L. é Pollacci G., Atti dell' Istituto botanica di Pavia, 1904, VIII, 135.

Combes R., Rapport entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane. Annal. de sc. nat. 1909, IX, 275.

Fischer A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jhb. wiss. Bot. 1891, XXII, 73.

Fitting H., Über einige Farbänderungen von Blüten und Blütenfarbstoffen. Ztschr. f. Bot. 1912, IV, 81.

Gaßner G. u. Straib W., Untersuchungen über den Einfluß der Mineralsalzernährung auf die Anthokyanbildung an jungen Gerstenpflanzen. Angew. Bot. 1937, XIX, 225.

Grafe V., Studien über das Anthokyan. Sitzber. d. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 1906, 1909, 1911, CXV, CXVIII, CXX.

Harder R., Über die Musterbildung an Petunienblüten. Nachrichten Ges. Wissensch. Göttingen, math.-phys. Kl., VI (Biol.), 1934, I, Nr. 2.

— Blüte und Blühen als Gegenstand neuerer physiologischer Untersuchungen. Abhdlg. Ges. Wiss. Göttingen, 1937, Math.-phys. Kl., III., H. 18, 41.

— Über Farb- und Musteränderungen bei Blüten. Die Naturwissenschaften, 1938, 26. Jhg., 713.

— und Döring, B., Über die Farbänderung der Blüten von *Dahlia variabilis*. Nachrichten Ges. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl., VI, 1935, II, 89.

— und Marheineke J., Weitere Untersuchungen über die Musterbildung an Petunienblüten. Ebenda, II, 97.

Hildebrand F., Einige biologische Beobachtungen (Über den Einfluß der Temperatur auf die Farbe der Blüten *Ipomaea Learii* und *I. rubrocoerulea*). Ber. D. bot. Ges. 1904, XXII, 473.

Johannsen W., Das Ätherverfahren beim Frühtreiben, 2. Aufl., Jena 1906.

Karstens W. K., Anthocyanin and anthocyanin formative in seedlings of Fagopyrum esculentum Moench. Rec. d. trav. bot. néerl. 1939, XXXVI, L. 1, 87.

Katič D., Beitrag zur Kenntnis der Bildung des roten Farbstoffes (Anthokyan) in vegetativen Organen der Phanerogamen. Diss. Halle, 1905.

Klebs G., Über die Variation der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, XLII, 155.

Kosaka H., Über den Einfluß des Lichtes, der Temperatur und des Wassermangels auf die Färbung der Chrysanthemumblüten. Botan. Magazine 1932, LXVI, Nr. 549.551 (Tokyo).

Lidforss B., Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. Bot. Zentralblatt 1896, LXVIII, 33.

Marheineke J., Über den Einfluß von Außenfaktoren auf das Blütenfarbmuster von *Petunia hybrida grandiflora*, *Calliopsis bicolor*, *Mimulus tigrinus* und *Primula malacoides*. Jb. wiss. Bot., 1936, LXXXIII, 593.

Mioshi M., Über die künstliche Änderung der Blütenfarben. Bot. Zentralbl. 1900, LXXXIII, 345.

Mirande M., Sur un cas de formation d'anthocyanine sous l'influence d'une morsure d'insecte. Compt. rend. 1906, CXLIII.

— Sur l'origine de l'anthocyanine déduite de l'observation de quelques insectes parasites des feuilles. Compt. rend. 1907, CXLV.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Mohl H. v., Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter. Vermischte Schriften 1837.

Molisch H., Über amorphes und kristallisiertes Anthokyan. Bot. Ztg., Jg. 1905, 161.

— Rote Wurzelspitzen. Ber. D. bot. Ges. 1928, XLVI, 311.

— Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 6. Aufl. 1930.

Müller-Thurgau H., Über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperatur. Landw. Jb., XI., 1882.

Noack K., Untersuchungen über den Anthokyanstoffwechsel auf Grund der chemischen Eigenschaften der Anthokyangruppe. Ztschr. f. Bot. 1918, X, 561.

— Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthokyanen. Ztschr. f. Bot., 1922, XIV, 1.

Overton E., Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. Jb. wiss. Bot. 1899, XXXIII, 141.

Peche K., Über eine neue Gerbstoffreaktion und ihre Beziehung zu den Anthokyanen. Ber. D. bot. Ges. 1913, XXXI, 462.

Portheim L. v., Über den Einfluß von Temperatur und Licht auf die Färbung des Anthokyans. K. k. Akad. Wiss. Wien 1915, math.-nat. Kl., XIC d. Denkschriften und Anzeiger d. Ak. Wiss. Wien 1924, XV.

Richter O., Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Med. Klinik, 1907, XXXIV, 1.

— Narkose im Pflanzenreich. Lotos 1905, Nr. 2.

Schröder H., Untersuchungen über die Beeinflussung des Blütenfarbmusters von *Petunia hybrida grandiflora hort.* Jb. wiss. Bot. 1934, LXXIX, 714.

Störmer J. und Witsch H. v., Chemische und entwicklungsphysiologisch-genetische Untersuchungen über das Blütenfarbmuster der Gartenpetunie. Planta 1937, XXVII.

Witsch H. v., Zur genetischen Grundlage der Blütenscheckung bei *Petunia hybrida grandiflora.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl., VI, N. F. II, 201.